

## CAPÍTULO 4

# Metapopulações



## Apresentação e Previsões do Modelo

Nos Capítulos 1-3 exploramos vários modelos de crescimento populacional. Estes modelos utilizam diferentes pressupostos: recursos ilimitados (Capítulo 1) versus capacidade de suporte finita (Capítulo 2), ou população homogênea (Capítulo 1) versus população com estrutura etária (Capítulo 3). Todos eles, no entanto, descrevem **populações fechadas**. Em outras palavras, os modelos descrevem populações que mudam de tamanho devido a nascimentos e mortes que ocorrem localmente. Nós assumimos explicitamente que os indivíduos não se movimentam entre populações.

Este pressuposto da população fechada é matematicamente útil, mas não é biologicamente realista. Para os animais migratórios, tais como as aves canoras que nidificam na América do Norte e invernam nos trópicos, ou os salmões oceânicos que desovam em rios de água doce, o movimento sazonal de indivíduos é a principal causa de alterações populacionais. Também existem muitas espécies não migratórias que se deslocam entre populações. Os organismos com ciclos de vida complexos, em particular, tendem a ter sementes ou larvas adaptadas ao deslocamento para novas populações. As ascídias descritas no Capítulo 2 são um bom exemplo. Os adultos são invertebrados que se alimentam por filtração permanentemente agarrados a paredes de rocha, mas as larvas se parecem com girinos, têm vida livre e ficam à deriva na correnteza por vários dias antes da fixação e metamorfose. Isso significa que os “nascimentos” numa população local de ascídias consistem em juvenis provenientes de muitos lugares distintos.

O movimento de indivíduos entre lugares pode ser denso-dependente. Nas espécies territoriais, como a Mariquita-azul-de-garganta-negra (*Dendroica caerulescens*), nem todos os indivíduos conseguem estabelecer territórios e aqueles que não conseguem, podem migrar em busca de áreas menos populosas. Os modelos matemáticos que ignoram a biologia do movimento de animais ou de plantas podem perder aspectos essenciais da dinâmica das populações.

Neste capítulo, vamos desenvolver uma classe de modelos simples que consideram o fato de os indivíduos se deslocarem entre lugares, e que estes deslocamentos são potencialmente importantes para a persistência e a sobrevivência das populações. Este capítulo explora o conceito de **metapopulação**. A metapopulação pode ser vista como uma “população de populações” (Levins 1970) – um grupo de várias populações locais interligadas pela emigração e imigração.

Para estudar metapopulações, precisamos introduzir duas alterações importantes na nossa forma de pensar. A primeira está relacionada com a forma de medir as populações. Nos Capítulos 1-3, nossos modelos previam o tamanho da população – o número de indivíduos no equilíbrio. Nossos modelos de metapopulação não vão prever o tamanho da população, mas sim a sua *persistência*. Assim, a gama de valores que representam o tamanho populacional será condensada em apenas dois números: 0 (extinção local) e 1 (persistência local). Não fa-

remos mais distinção entre populações pequenas e grandes, ou entre populações cíclicas, flutuantes ou constantes. Pelo contrário, a única distinção será entre as populações que persistem e as que se extinguem.

A segunda alteração diz respeito à escala espacial em que estudaremos as populações. Nos Capítulos 1-3 enfatizamos soluções para o tamanho populacional de equilíbrio, focalizando implicitamente as populações que persistem através do tempo. Em contrapartida, na perspectiva da metapopulação, as populações locais se extinguem frequentemente e a escala mais apropriada para encontrar um equilíbrio é a escala regional, ou da paisagem, que inclui várias localidades interligadas. Nesta escala já não vamos nos preocupar com a persistência de nenhuma população em particular. Em vez disso, construiremos um modelo que descreve a proporção de localidades ocupadas por populações. Assim, ignoraremos o destino das populações individuais para poder modelar até que ponto as populações enchem a paisagem. Esta visão de grande escala nos permitirá usar formulações matemáticas simples, que evitam a complexidade associada à modelagem do tamanho populacional local e da migração de indivíduos. Analogamente, se estivéssemos modelando a dinâmica de um pátio de estacionamento muito movimentado, tentaríamos prever quantos – e não exatamente quais – lugares estariam ocupados.

## METAPOPLAÇÕES E RISCO DE EXTINÇÃO

A perspectiva de metapopulações nos permite distinguir entre uma **extinção local**, onde desaparece uma única população e uma **extinção regional**, onde se perdem todas as populações da região. Mesmo que as populações não estejam interligadas pela migração, o risco de extinção regional tenderá a ser muito menor que o risco de extinção local.

Para explorar este conceito quantitativamente, podemos definir  $p_e$  como a **probabilidade de extinção local** – isto é, a probabilidade de que se extinga uma população de uma mancha ocupada. Esta probabilidade é um número que varia entre 0 e 1. Se  $p_e = 0$ , a população persiste, mas se  $p_e = 1$ , a extinção é certa. Em longo prazo, todas as populações se extinguem, daí que a probabilidade de extinção tenha de ser medida com respeito a uma determinada escala temporal. Na dinâmica de metapopulações, esta escala costuma ser de anos ou décadas.

Suponha que  $p_e = 0,7$ , para probabilidades medidas numa escala temporal de anos. Isto significa que em um determinado ano, uma população tem 70% de chance ( $100 \times 0,7$ ) de se extinguir e 30% de chance de persistir ( $1 - p_e = 0,3$ ). Qual é a chance da população persistir durante dois anos? A **probabilidade de persistência** por dois anos é igual à probabilidade de não-extinção no primeiro ano ( $1 - p_e$ ), multiplicada pela probabilidade de não-extinção no segundo ano ( $1 - p_e$ ). Assim:

$$P_2 = (1 - p_e)(1 - p_e) = (1 - p_e)^2$$

Expressão 4.1

A probabilidade de uma população persistir por  $n$  anos ( $P_n$ ) é a probabilidade de não-extinção durante  $n$  anos consecutivos:

$$P_n = (1 - p_e)^n \quad \text{Equação 4.1}$$

Por exemplo, se  $p_e = 0,7$  e  $n = 5$ ,  $p_n = (1 - 0,7)^5 = 0,00243$ . Logo, se houver 70% de chance de uma população se extinguir em um ano, a chance de persistência por cinco anos consecutivos será de apenas 0,2%.

Agora suponha que, em vez de uma só população, temos duas populações idênticas, cada uma com  $p_e = 0,7$ . Por enquanto, assumimos que as duas populações são independentes uma da outra – a chance de extinção numa mancha não é afetada pela presença ou ausência de populações em outras manchas. Qual será a probabilidade de persistência regional para este par de populações; isto é, qual é a probabilidade de que *pelo menos* uma das populações persista durante um ano? A probabilidade de persistência regional por um ano ( $P_x$ ) é igual a 1 menos a probabilidade de que ambas as manchas se extingam durante esse ano:

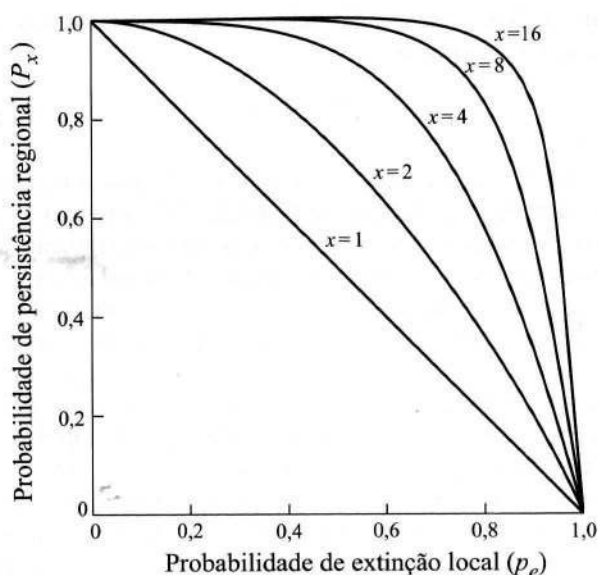
$$P_2 = 1 - (p_e)(p_e) = 1 - (p_e)^2 \quad \text{Expressão 4.2}$$

A **probabilidade de persistência regional** num conjunto de  $x$  manchas é a probabilidade de que não se extingam simultaneamente todas as manchas:

$$P_x = 1 - (p_e)^x \quad \text{Equação 4.2}$$

Por isso, se tivermos 10 manchas, cada uma com  $p_e = 0,7$ , a probabilidade de persistência regional será  $p_{10} = 1 - (0,7)^{10}$ . Em outras palavras, com 10 manchas, existe uma chance de 97% que pelo menos uma delas persista, embora seja muito provável que qualquer uma das populações individuais se extinga ( $p_e = 0,7$ )! A Figura 4.1 mostra como  $P_x$  aumenta rapidamente a medida que se acrescentam manchas, embora exista uma diminuição geral a valores de  $p_e$  mais altos.

A Equação 4.2 ilustra um princípio importante: a quantidade de manchas “dispersa o risco” de extinção. Mesmo que as populações individuais estejam condenadas à extinção, um conjunto de populações pode persistir por um tempo surpreendentemente longo. Na próxima seção, vamos construir modelos de metapopulações em que estas populações locais estão interligadas, de tal forma que as probabilidades de extinção local e de colonização local dependem da ocupação das manchas.



**Figura 4.1** Relação entre a probabilidade de persistência regional ( $P_x$ ), a probabilidade de extinção local ( $p_e$ ) e o número de populações ( $x$ ). Note que, à medida que o número de populações aumenta, a probabilidade de persistência regional se torna substancialmente mais alta, para uma determinada probabilidade de extinção local.

## UM MODELO DE DINÂMICA DE METAPOPOLAÇÕES

Imagine um conjunto de manchas homogêneas, em que cada mancha pode ser ocupada por uma única população. Tome  $f$  como a **fração de lugares ocupados**, isto é, a proporção de manchas que contêm populações. Logo,  $f$  é um número que varia entre 0 e 1. Se  $f = 1$ , todos os lugares estarão ocupados por populações e a paisagem estará saturada. Se  $f = 0$ , todos os lugares estarão desocupados e a metapopulação estará regionalmente extinta.

Como é que  $f$  varia com o tempo?  $f$  pode aumentar se houver lugares vazios que são colonizados com sucesso. Considere  $I =$  **taxa de imigração**: a proporção de lugares colonizados com sucesso por unidade de tempo\*.  $f$  também pode diminuir se acontecerem extinções nos lugares ocupados. Seja  $E =$  **taxa de extinção**, ou seja, a proporção de lugares que se extinguem por unidade de tempo.

\* NA: Tecnicamente, deveríamos nos referir a esta quantia como a taxa de colonização, não de imigração, mas usaremos esta terminologia para ser consistentes com o modelo de MacArthur-Wilson, que será desenvolvido no Capítulo 7.

A mudança em  $f$  é determinada pelo balanço dos ganhos devidos à colonização e das perdas devidas à extinção:

$$\frac{df}{dt} = I - E \quad \text{Expressão 4.3}$$

Existe uma analogia estreita entre a Expressão 4.3 e nossa derivação inicial do modelo de crescimento exponencial no Capítulo 1 (Expressão 1.5). No modelo de crescimento exponencial existia uma constante substituição de indivíduos, devido aos nascimentos e às mortes. O tamanho da população ( $N$ ) só atingia um equilíbrio se a taxa de natalidade se igualasse à taxa de mortalidade. Da mesma forma, ao nível da metapopulação, existe uma substituição constante de *populações* através da colonização e da extinção. A proporção de lugares ocupados ( $f$ ) atinge um equilíbrio quando a taxa de imigração é exatamente igual à taxa de extinção. Voltaremos a encontrar esta derivação no Capítulo 7, quando modelarmos o número de espécies numa comunidade.

Agora gostaríamos de descrever as funções de imigração e de extinção com mais detalhe. A taxa de imigração depende de dois fatores. Em primeiro lugar, vem a **probabilidade de colonização local**,  $p_i$ . Se cada lugar for colonizado independentemente, esta probabilidade dependerá apenas das condições físicas e biológicas dentro da mancha. Há muitos fatores que podem afetar  $p_i$ , incluindo a área da mancha, a disponibilidade de habitats ou recursos alimentares críticos, e a ausência ou raridade de predadores, patógenos e competidores.

A probabilidade de colonização local também pode ser afetada por fatores externos ao lugar. Particularmente, se os lugares estiverem interligados pela migração, a probabilidade de colonização pode depender da presença de populações em outros lugares. Em outras palavras, quando há muitos lugares ocupados ( $f$  alto), existem muitos indivíduos migrando e portanto, a probabilidade de colonização é mais alta do que quando existem poucos lugares ocupados ( $f$  baixo). Desta forma,  $p_i$  depende de  $f$ . Nas próximas seções desenvolveremos modelos em que o  $p_i$  pode ser dependente ou independente de  $f$  (Gotelli 1991).

A taxa de imigração depende não só de  $p_i$ , mas também da disponibilidade de lugares desocupados, medida por  $(1 - f)$ . Quanto mais lugares estiverem disponíveis para colonização, mais rápida será a taxa geral de imigração. Assim, a taxa de imigração é o produto da probabilidade de colonização local ( $p_i$ ), pela fração de lugares desocupados  $(1 - f)$ :

$$I = p_i(1 - f) \quad \text{Expressão 4.4}$$

A taxa de imigração será igual a zero em dois casos: primeiro, se a probabilidade de colonização for zero ( $p_i = 0$ ); e segundo, se todos os lugares da metapopulação estiverem ocupados ( $f = 1$ ).

Seguindo um raciocínio semelhante, a taxa de extinção,  $E$ , é o produto da probabilidade de extinção local ( $p_e$ ) pela fração de lugares ocupados ( $f$ ):

$$E = p_e f \quad \text{Expressão 4.5}$$

A taxa de extinção é igual a zero se a probabilidade de extinção for zero ( $p_e = 0$ ), ou se nenhum dos lugares estiver ocupado ( $f = 0$ ). Substituindo as Expressões 4.4 e 4.5 na Expressão 4.3 obtemos um modelo geral de metapopulação:

$$\frac{df}{dt} = p_i(1-f) - p_e f \quad \text{Equação 4.3*}$$

A Equação 4.3 é um modelo simples da dinâmica de metapopulações, que nos servirá como referência para o desenvolvimento de modelos alternativos. Alterando alguns dos nossos pressupostos sobre os processos de extinção e colonização, podemos gerar novos modelos de metapopulações que fazem diferentes previsões sobre a fração de lugares ocupados no equilíbrio ( $\hat{f}$ ). Antes de explorar as variações, vamos primeiro examinar os pressupostos gerais do modelo básico.

## Pressupostos do Modelo

A Equação 4.3 assume os seguintes pressupostos:

- ✓ **Manchas homogêneas.** Os lugares que as populações ocupam não podem diferir com respeito ao tamanho, qualidade do habitat, disponibilidade de recursos, ou outros fatores que possam afetar as probabilidades de colonização local ou de extinção local.
- ✓ **Ausência de estrutura espacial.** O modelo assume que as probabilidades de colonização e de extinção podem ser afetadas pela fração de lugares ocupados ( $f$ ), mas não pela sua distribuição no espaço. Num modelo de metapopulação mais realista, a probabilidade de colonização de um determinado lugar dependeria da ocupação dos lugares vizinhos e não do  $f$  relativo a todos os lugares. Este tipo de modelo de “vizinhança” pode ser estudado com simulações ou com equações de difusão, onde a dispersão de populações através de lugares vazios é análoga a dispersão de uma gota de tinta num copo com água.

\*NA: Como esta é uma equação diferencial contínua, tecnicamente,  $p_i$  e  $p_e$  não são probabilidades, mas sim taxas fracionais. No entanto,  $p_i$  e  $p_e$  se comportam como probabilidades quando são multiplicadas por um intervalo de tempo finito. Deveríamos acrescentar um termo de correção à Equação 4.3, ao longo desse intervalo de tempo, para considerar a chance de uma mancha ocupada sofrer uma extinção seguida de recolonização (Ray et al. 1991). No entanto, o termo de correção é tão pequeno que optamos por usar as equações diferenciais contínuas interpretando  $p_i$  e  $p_e$  como probabilidades de imigração e de extinção.

- ✓ **Ausência de retardos.** Como estamos descrevendo a dinâmica da metapopulação com uma equação diferencial contínua, assumimos que a “taxa de crescimento” da metapopulação ( $df/dt$ ) responde instantaneamente às alterações de  $f$ ,  $p_i$ , ou  $p_e$ .
- ✓  **$p_i$  e  $p_e$  constantes.** As probabilidades  $p_i$  e  $p_e$  não se alteram ao longo do tempo. Embora não possamos afirmar com certeza quais populações vão se extinguir e quais lugares serão colonizados, as probabilidades destes eventos não se alteram.
- ✓ **A ocorrência regional ( $f$ ) afeta a colonização ( $p_i$ ) e a extinção local ( $p_e$ ).** Exceto no modelo básico de ilha-continente (ver adiante), os modelos de metapopulação assumem que a migração é suficientemente forte para afetar a dinâmica local das populações e influenciar as probabilidades de colonização e/ou de extinção. Conseqüentemente,  $p_i$  e/ou  $p_e$  são funções de  $f$ .
- ✓ **Grande número de manchas.** No nosso modelo, se a fração de lugares ocupados se tornar infinitamente pequena, a metapopulação ainda pode persistir. Isso significa que não estamos assumindo nenhum tipo de estocasticidade demográfica (ver Capítulo 1) na metapopulação devida à diminuição do número de manchas.

## Variações do Modelo

### MODELO DE ILHA-CONTINENTE

No modelo de metapopulação mais simples possível,  $p_i$  e  $p_e$  são constantes. Quando  $p_e$  é constante, a probabilidade de extinção é a mesma para todas as populações e não depende da proporção de manchas ocupadas. Este pressuposto é análogo a uma taxa de mortalidade independente da densidade num modelo de crescimento populacional, onde a taxa de mortalidade não depende do tamanho da população (veja Capítulo 2). Igualmente, a probabilidade de colonização pode ser fixa.  $p_i$  constante implica em uma **chuva de propágulos** – uma fonte constante de imigrantes com potencial para colonizar qualquer lugar vazio (Figura 4.2a). Uma população “continental” grande e estável pode gerar uma chuva de propágulos sobre um conjunto de “ilhas” que formam uma metapopulação. A chuva de propágulos também pode caracterizar algumas populações de plantas colonizáveis por bancos de sementes enterradas e com longa vida. O valor de  $f$  no equilíbrio para este **modelo ilha-continente** se determina igualando a Equação 4.3 a zero e resolvendo para  $f$ :

$$0 = p_i - p_i f - p_e f$$

Expressão 4.6



$$p_i f + p_e f = p_i \quad \text{Expressão 4.7}$$

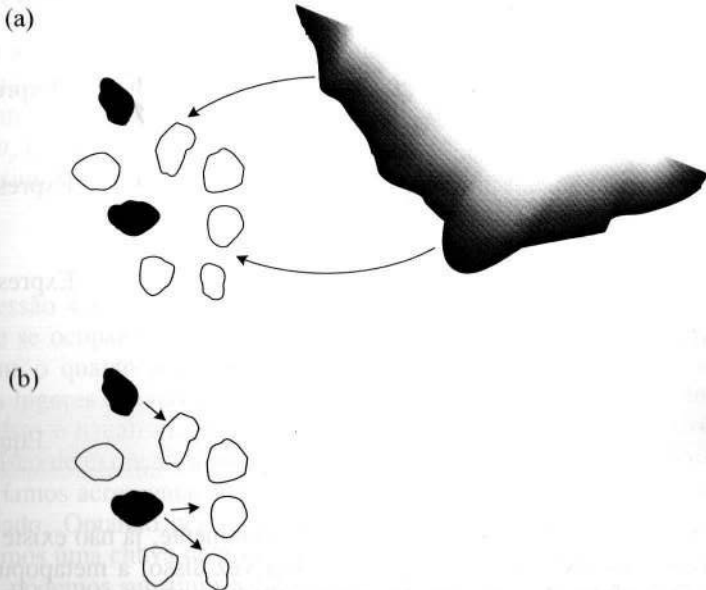
Dividindo ambos os lados da Expressão 4.7 por  $(p_i + p_e)$  obtemos  $\hat{f}$  o valor de  $f$  no equilíbrio:

$$\hat{f} = \frac{p_i}{p_i + p_e} \quad \text{Equação 4.4}$$

No modelo ilha-continente, a fração de lugares ocupados no equilíbrio resulta de um balanço entre as probabilidades de imigração e de extinção. Repare que, mesmo quando a probabilidade de extinção ( $p_e$ ) é muito grande e a probabilidade de colonização ( $p_i$ ) é muito pequena, sempre permanecem alguns lugares ocupados na metapopulação  $\hat{f} > 0$ . Isto acontece porque a metapopulação é continuamente reabastecida pela chuva de propágulos que vem do exterior.

### COLONIZAÇÃO INTERNA

Agora vamos eliminar o pressuposto da chuva de propágulos e, em vez dele, vamos imaginar que a única fonte de propágulos para a metapopulação é o



**Figura 4.2** (a) Colonização no modelo ilha-continente. Os colonizadores de um conjunto de ilhas sempre provêm de uma grande área continental. Ilhas brancas representam lugares vazios e ilhas negras representam lugares que contêm populações. (b) Colonização no modelo interno. Os colonizadores não provêm de uma fonte externa inesgotável, em vez disso, eles provêm apenas de um conjunto de ilhas que se encontram presentemente ocupadas.

conjunto de lugares ocupados (Figura 4.2b). Em outras palavras, existe uma **colonização interna** que resulta em:

$$p_i = if \quad \text{Expressão 4.8}$$

A constante  $i$  é uma medida do quanto aumenta a probabilidade de colonização de lugares vazios com o acréscimo de cada novo lugar ocupado. Neste modelo, cada população contribui com indivíduos para um reservatório de propágulos, que por sua vez podem vir a colonizar lugares desocupados. Repare que se todas as populações se extinguiem ( $f = 0$ ), a probabilidade de colonização vai para zero, porque não existe nenhuma outra fonte de colonizadores. Esta condição contrasta com o modelo de ilha-continente, onde nunca havia falta de colonizadores graças à população continental externa.

Assumindo que as extinções continuam independentes e substituindo a Expressão 4.8 no modelo geral (Equação 4.3) obtemos (Levins 1970):

$$\frac{df}{dt} = if(1-f) - p_e f \quad \text{Equação 4.5}$$

Novamente, igualamos a equação a zero e resolvemos para o valor de  $f$  no equilíbrio:

$$p_e f = if(1-f) \quad \text{Expressão 4.9}$$

$$p_e = i - if \quad \text{Expressão 4.10}$$

$$if = i - p_e \quad \text{Expressão 4.11}$$

Dividindo ambos os lados por  $i$  obtemos:

$$\hat{f} = 1 - \frac{p_e}{i} \quad \text{Equação 4.6}$$

Em contraste com as previsões do modelo ilha-continente, já não existe garantia da persistência da metapopulação ( $\hat{f} > 0$ ). Em vez disso, a metapopulação só persistirá se o efeito da colonização interna ( $i$ ) for suficientemente forte para compensar a probabilidade de extinção local ( $p_e$ ). Se esta condição não for cumprida, a metapopulação se extingue ( $\hat{f} \leq 0$ ). A extinção pode se dar porque a metapopulação já não recebe o benefício da colonização externa.

## O EFEITO DE RESGATE

Nossos dois primeiros modelos (ilha-continente e colonização interna) assumem que a probabilidade de extinção é independente da proporção de lugares ocupados. Agora, gostaríamos de considerar a possibilidade da extinção ser afetada por  $f$ . Como isso pode acontecer? Como anteriormente, assumimos que cada lugar produz um determinado excesso de propágulos que deixam o lugar de origem e chegam a outras populações. Se os propágulos chegarem a um lugar vazio, eles serão colonizadores potenciais. Se as condições forem boas, estes propágulos podem vir a estabelecer uma população reprodutiva no lugar. Mas os migrantes também podem chegar a lugares que estão ocupados e contribuir para o aumento da população que já estava estabelecida. Este aumento de  $N$  é o **efeito de resgate**, que pode evitar a extinção da população protegendo-a dos efeitos da estocasticidade demográfica e ambiental (ver Capítulo 1). O efeito de resgate é definido como a diminuição que ocorre na probabilidade de extinção quando aumenta o número de lugares ocupados – e conseqüentemente, aumenta o número de indivíduos disponíveis para reforçar os tamanhos populacionais locais.

O compromisso entre o número de propágulos que sai de um lugar e o número que chega de outros lugares não pode ser estritamente linear. Se tal acontecesse nunca se daria um efeito de resgate, porque a redução de  $p_e$  devida à imigração seria cancelada pelo aumento de  $p_e$  devido à emigração. No entanto, o efeito da perda de alguns indivíduos emigrantes sobre  $p_e$  pode ser irrelevante. Na verdade, se a migração for denso-dependente, os indivíduos que não migram para outros lugares podem ter reprodução e sobrevivência limitadas nos seus lugares de origem. Um modelo explícito do efeito de resgate deveria incluir os parâmetros  $N$ ,  $p_e$  e migração, mas podemos captar a essência do efeito de resgate num modelo simples de metapopulação se assumirmos que:

$$p_e = e(1-f) \quad \text{Expressão 4.12}$$

A Expressão 4.12 afirma que a probabilidade de extinção local diminui à medida que se ocupam mais lugares.  $e$  mede a força do efeito de resgate, porque determina o quanto  $p_e$  diminui por cada novo lugar ocupado. Repare que se todos os lugares estiverem ocupados ( $f = 1$ ), a probabilidade de extinção local é zero. Isto é irrealista, porque mesmo numa paisagem saturada deveria haver algum risco de extinção subjacente. Mas para expressar essa extinção subjacente precisaríamos acrescentar mais um parâmetro ao modelo, o que o tornaria mais complicado. Optando pela simplicidade, vamos utilizar a Expressão 4.12. Se assumirmos uma chuva de propágulos externa em combinação com um efeito de resgate, podemos substituir a Expressão 4.12 no modelo geral (Equação 4.3):

$$\frac{df}{dt} = p_i(1-f) - ef(1-f) \quad \text{Equação 4.7}$$

Tal como antes, igualamos a Equação 4.7 a zero e resolvemos para obter o valor de  $f$  no equilíbrio:

$$ef(1-f) = p_i(1-f) \quad \text{Expressão 4.13}$$

$$ef = p_i \quad \text{Expressão 4.14}$$

Dividindo ambos os lados por  $e$ :

$$\hat{f} = \frac{p_i}{e} \quad \text{Equação 4.8}$$

Na presença de uma chuva de propágulos e de efeito de resgate, a metapopulação tem a sua persistência assegurada, tal como no modelo de ilha-continente. Na verdade, se o parâmetro de extinção ( $e$ ) for menor que a probabilidade de colonização ( $p_i$ ), a metapopulação ficará saturada no equilíbrio, com todos os lugares ocupados ( $\hat{f} = 1$ ).

## OUTRAS VARIAÇÕES

Uma última variação do nosso modelo de metapopulação simples, seria a combinação da colonização interna com o efeito de resgate. Neste caso, a metapopulação fica inteiramente isolada das influências externas; tanto a probabilidade de extinção como a de colonização são funções da proporção de lugares ocupados. A equação para este modelo resulta da substituição da Expressão 4.8 (colonização interna) e da Expressão 4.12 (efeito de resgate) na Equação 4.3 (modelo geral):

$$\frac{df}{dt} = if(1-f) - ef(1-f) \quad \text{Equação 4.9}$$

No entanto, se você tentar igualar a Equação 4.9 a zero e resolver para  $f$ , descobrirá que não existe uma solução simples. Em vez disso, o "equilíbrio" depende dos valores relativos de  $i$  e  $e$ . Se  $i > e$ , a taxa de imigração [ $if(1-f)$ ] será sempre maior que a taxa de extinção [ $ef(1-f)$ ], como tal, a metapopulação crescerá até  $f = 1$  (saturação da paisagem). Por outro lado, se  $e > i$ , a taxa de extinção será maior que a taxa de imigração e a metapopulação se reduzirá até  $f = 0$ . Se  $i$  e  $e$  variarem estocasticamente, a metapopulação pode flutuar entre esses dois pontos de equilíbrio (Hanski 1982). Finalmente, se  $i$  for igual a  $e$ ,  $f$  permanecerá constante porque a taxa de imigração será sempre igual à taxa de

Tabela 4.1 Quatro modelos de metapopulação (Gotelli 1991).

		Extinção	
		Independente	Mediada por efeito de resgate
Colonização	Externa ("chuva de propágulos")	$\frac{df}{dt} = p_i(1-f) - p_e f$	$\frac{df}{dt} = p_i(1-f) - ef(1-f)$
	Interna	$\frac{df}{dt} = if(1-f) - p_e f$	$\frac{df}{dt} = if(1-f) - ef(1-f)$

extinção. Se alguma força externa provocar uma alteração de  $f$ , ele permanecerá constante no novo valor de equilíbrio. Chamamos a isto um **equilíbrio neutro**.

Os modelos de metapopulação que consideramos aqui trataram a colonização como sendo inteiramente interna ou externa. Da mesma forma, as extinções foram inteiramente independentes ou mediadas por um efeito de resgate (Tabela 4.1). Na realidade, estas quatro alternativas representam extremos de um contínuo. Provavelmente, na maioria das metapopulações, a colonização resulta de propágulos que tanto podem vir de dentro do sistema, como de uma fonte "continental" externa. Igualmente, a extinção pode ser afetada pela ação simultânea de forças internas e externas. Estes fatores podem ser incorporados num modelo de metapopulação mais geral, onde os quatro modelos desenvolvidos neste capítulo aparecem como casos particulares (Gotelli & Kelley 1993).

As derivações que apresentamos aqui mostram apenas a superfície da modelagem de metapopulações (Hanski & Gilpin 1991). Existem modelos de metapopulação que prevêem  $N$  diretamente, em vez de considerar só a presença ou ausência de populações. Também existem modelos de metapopulação que consideram pares de espécies, como dois competidores, ou um predador e sua presa. Em alguns casos, pode-se observar a coexistência regional de espécies que não podem coexistir localmente em populações fechadas. Noutros casos, a sujeição de populações locais à presença de predadores ou de competidores pode levar a extinções que não ocorreriam de outra forma. No Capítulo 7, regressaremos à consideração de sistemas "abertos" quando modelarmos a colonização de uma ilha por toda uma comunidade de espécies. Por agora, vamos retornar a nossos modelos simples de populações locais e incorporar os efeitos da competição (Capítulo 5) e da predação (Capítulo 6).

## Exemplos Empíricos

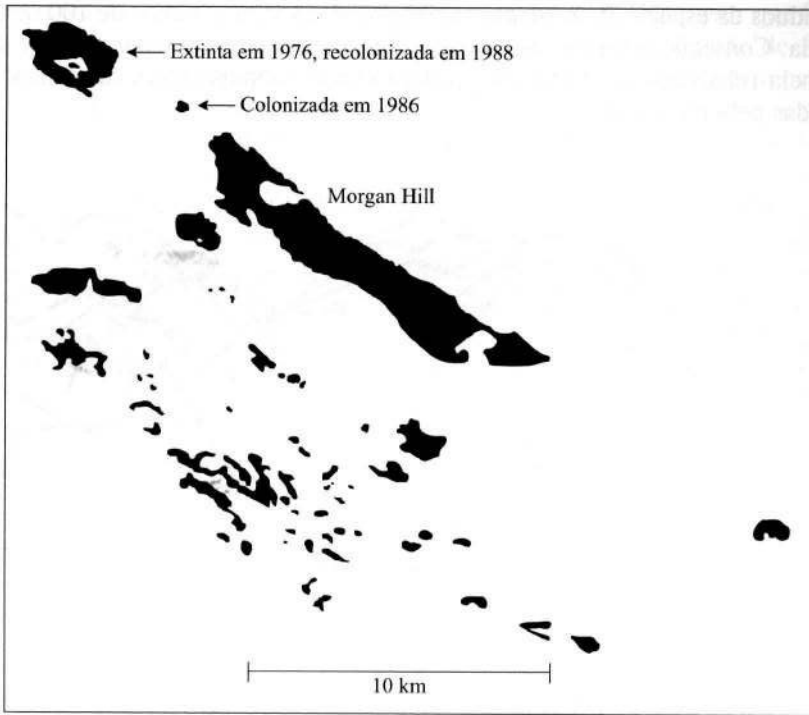
### A BORBOLETA-DE-SÃO-FRANCISCO

As populações da borboleta-de-São-Francisco (*Euphydryas editha bayensis*) ocorrem em manchas discretas que parecem organizadas numa grande metapopulação. Esta borboleta é relativamente especializada no seu habitat; as borboletas adultas emergem na primavera e as fêmeas preferem pôr seus ovos em uma planta de banana-da-terra anual, *Plantago erecta*. A planta hospedeira serve de alimento às larvas, que se alimentam por uma ou duas semanas e depois entram na diapausa de verão, um estado de repouso. As larvas voltam a se alimentar durante os meses frios e chuvosos de dezembro a fevereiro e depois deste período constroem casulos. *P. erecta* cresce nos prados do Norte da Califórnia em afloramentos rochosos de solos serpentinos, que servem de potenciais lugares para populações dessa espécie (Figura 4.3). As populações de borboleta-de-São-Francisco estão sendo estudadas nesta área ao longo de mais de 30 anos (Ehrlich et al. 1975).

Flutuações no estado de tempo podem perturbar a sincronia dos ciclos de vida da borboleta e da sua planta hospedeira, provocando extinções locais. Por exemplo, é sabido que pelo menos três populações de borboletas se extinguíram após a forte seca de 1975-1977 (Murphy & Ehrlich 1980). Algumas populações muito pequenas registradas em 1986 podem representar recolonizações recentes de lugares vazios (Harrison et al. 1988). A localidade de *Morgan Hill* é uma grande mancha de solo serpentino que suporta uma população de centenas ou milhares de borboletas. Devido à grande área e à diversidade topográfica da localidade, esta população sobreviveu à seca e provavelmente serviu de fonte de colonizadores para manchas vazias.

Em muitos aspectos, a metapopulação de borboletas-de-São-Francisco se assemelha ao modelo de ilha-continente, onde existe uma fonte de colonizadores persistente e externa. Embora nossos modelos de metapopulação simples assumam que todas as manchas são idênticas, claramente, não é esse o caso da borboleta-de-São-Francisco. As populações ocorrem com maior probabilidade em lugares próximos da população de *Morgan Hill*, com grandes áreas de vertente fresca voltada a Norte e com altas densidades da planta hospedeira (Harrison et al. 1988). Para efeitos de conservação, a preservação da população de *Morgan Hill* deve ser essencial, porque ela fornece colonizadores para outros lugares.

Por definição, os estudos de metapopulações requerem acesso a grandes extensões de terra. Embora vários pesquisadores tenham estudado a metapopulação de borboletas-de-São-Francisco ao longo de vários anos, deixou de ser possível recolher informações sobre muitas das manchas menores. As atitudes dos fazendeiros no Oeste dos Estados Unidos mudaram; muitos deles já não permitem a entrada de biólogos nas suas propriedades para monitorar as bor-



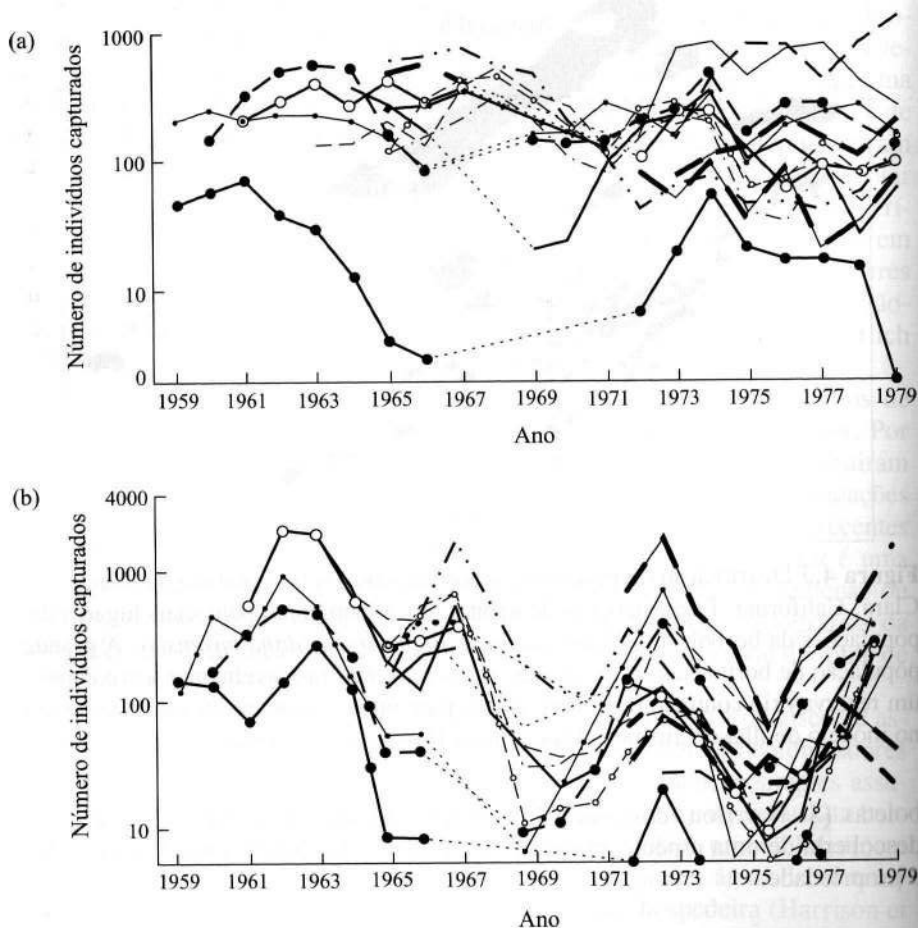
**Figura 4.3** Distribuição de prados em solos serpentinos no Condado de Santa Clara, Califórnia. Estas manchas de habitat funcionam como potenciais lugares de populações da borboleta-de-São-Francisco (*Euphydryas editha bayensis*). A grande população de borboletas na localidade de *Morgan Hill* provavelmente serve como um reservatório contínuo de colonizadores para outras manchas menores, tal como no modelo de ilha-continente. (Baseado em Harrison et al. 1988.)

boletas (S. Harrison, comunicação pessoal). Alguns fazendeiros temem que a descoberta de uma espécie ameaçada na sua fazenda elimine seus direitos sobre a propriedade.

#### BESOUROS CARABÍDEOS EM BREJOS DA HOLANDA

Nem todas as populações ocorrem em manchas bem definidas, como no caso da borboleta-de-São-Francisco. As populações podem se organizar em metapopulações mesmo na ausência de manchas de habitat. Um conjunto de populações de besouros carabídeos do Norte da Holanda, foi monitorado com armadilhas de *pitfall* durante mais de 35 anos (den Boer 1981). Marcação radioativa revelou que a maioria dos indivíduos se desloca muito pouco. Por exemplo, 90% dos

indivíduos da espécie *Pterostichus versicolor* se moveram menos de 100 metros por dia. Conseqüentemente, mesmo que dois lugares estejam separados por uma distância relativamente curta, eles podem conter subpopulações diferentes conectadas pela migração.



**Figura 4.4** (a) Dinâmica de metapopulação do besouro terrestre *Pterostichus versicolor* em brejos do Norte da Holanda. Cada símbolo representa o percurso de uma população na área de estudo. Note a grande variedade de dinâmicas populacionais e a relativa raridade de extinções locais. As linhas interrompidas indicam intervalos sem amostragem. Linhas que tocam o eixo dos  $x$  indicam extinções locais. Em qualquer intervalo de tempo, sempre tem alguma população crescendo e fornecendo migrantes que evitam a extinção de outras populações em declínio. (b) Dinâmica de metapopulação do besouro terrestre *Calathus melanocephalus* em brejos do Norte da Holanda. Ao contrário de *P. versicolor*, as populações de *C. melanocephalus* tendem a flutuar em sincronia. Conseqüentemente, não existem áreas "fonte" para resgatar as populações em declínio, fazendo com que as extinções locais sejam mais freqüentes. (Baseado em den Boer 1981.)



A Figura 4.4a mostra o tamanho de 19 populações de *P. versicolor* que foram estudadas durante 21 anos. Embora as populações tenham flutuado de forma assincrônica, não se registrou praticamente nenhuma extinção durante o período de estudo. Isto aconteceu porque, a qualquer momento, havia sempre algumas populações aumentando e servindo de **populações fonte** que evitavam a extinção de outras populações em declínio, ou **populações sumidouro**. Em contrapartida, as flutuações da espécie *Calathus melanocephalus* durante o mesmo período foram muito mais sincronizadas (Figura 4.4b). Conseqüentemente, por vezes as condições eram uniformemente ruins para todas as populações. Nestas ocasiões, não existiam populações fonte e então as populações se extinguíram com muito mais freqüência. Como cada população de *C. melanocephalus* se comportava de forma semelhante, o risco de extinção era alto. No caso de *P. versicolor*, como cada população se comportava de forma diferente, a metapopulação efetivamente distribuía o risco de extinção. Continuamos sem entender porque a dinâmica populacional destes dois besouros é tão diferente, mas está claro que a estrutura da metapopulação afeta a probabilidade de extinção local e talvez a persistência da metapopulação em longo prazo.

## Problemas

- 4.1 Você está estudando uma espécie de formiga-leão linda e rara. As populações da formiga-leão ocorrem num conjunto de ilhas e numa área continental adjacente que serve permanentemente como origem de colonizadores. Pode assumir que o continente é a única fonte de colonizadores e que as extinções nas ilhas ocorrem independentemente umas das outras.
- Considerando  $p_i = 0,2$  e  $p_e = 0,4$ , calcule a proporção de ilhas ocupadas no equilíbrio.
  - Um empreendedor pretende pavimentar toda a área continental para construir um condomínio fechado. Para apaziguar os ambientalistas da região ele promete proteger as ilhas como uma “reserva natural da formiga-leão”. Assumindo que  $p_e = 0,4$  e  $i = 0,2$ , preveja o destino das populações das ilhas após a eliminação da população continental.
- 4.2 Uma população de 100 rãs, ameaçada, ocupa um único lago. Uma das propostas para conservar esta população consiste em subdividi-la em três populações de 33 rãs, colocando cada uma num lago diferente. Com base em seus estudos de demografia, você sabe que ao reduzir uma população de 100 para 33 rãs você aumentará o risco anual de extinção de 10% para 50%. No curto prazo, qual será a melhor estratégia, manter uma população única ou dividi-la em três?
- \*4.3 Imagine uma metapopulação com chuva de propágulos e efeito de resgate. Os parâmetros são  $p_i = 0,3$  e  $e = 0,5$ . Quarenta por cento dos lugares estão ocupados. A metapopulação está se expandindo ou se contraindo?